Caldasia 24(2) 2002: 379-391

# COMUNIDADES DE PLANTAS ACUÁTICAS EN LAGUNAS DE LOS PÁRAMOS DEL NORTE Y SUR DEL ECUADOR

## Aquatic plant communities in lakes of the Páramos of north and south of Ecuador

**ESTEBAN TERNEUS**

*Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Herbario QCA, Departamento de Ciencias Biológicas, Av. 12 de octubre, entre Carrión y Veintimilla, Apartado. 17-01-2184, Quito, Ecuador. eterneus@puceuio.puce.edu.ec; terneusesteban@yahoo.es*

**RESUMEN**

Se analiza la distribución de plantas acuáticas y sus relaciones con factores ambientales en 16 lagunas andinas (3100–3900 m snm), nueve ubicadas cerca a la frontera norte del Ecuador, y siete ubicadas 600 km hacia el sur de las primeras, en el Parque Nacional Podocarpus. El propósito del estudio es identificar diferencias en la composición florística y factores ambientales de dos sistemas lacustres ubicados en formaciones geológicas distintas y que por su distancia geográfica podrían ser distintos. La similitud florística se analizó mediante el índice de Steinhaus, mientras que las similitudes ambientales fueron analizadas mediante la distancia euclidiana. La incidencia de la altitud, la temperatura del agua, el pH, la conductividad, el tipo de sustrato, el contenido de SO4 y de macronutrientes (Ca, Na, K, Al, Fe, Pb) se determinó por medio del Análisis de Componentes Principales (PCA). Se encontraron 19 especies en total (16 en los páramos de El Ángel y nueve en los páramos del Parque Nacional Podocarpus), de las cuales seis fueron comunes a las dos áreas de estudio. La riqueza de especies cerca de las orillas fue mayor que en las zonas profundas (>1 m). Las plantas enraizadas sumergidas fueron el modo de vida más diverso (47%), seguidas por las enraizadas flotantes (21%) y enraizadas emergentes (21%). Las plantas libre-flotantes (11%) fueron las más pobres en especies. El tipo de sustrato y la concentración de SO4 fueron los parámetros ambientales que explicaron mejor los cambios en la composición florística, mientras que el pH, la altitud y la temperatura del agua tuvieron menos impacto.

**Palabras clave.** Ecuador, Flora de páramos, Factores ambientales, Lagunas altoandinas, Plantas acuáticas.

**ABSTRACT**

A study on aquatic plant distribution and its relationship with environmental factors was carried out in 16 high Andean lakes (3100–3900 m a s l). Nine lakes were located near to the northern border of Ecuador and seven located 600 km further south in the Podocarpus National Park. The purpose of the study was to identify differences in the floristic composition and environmental factors of two lacustric systems, which are located in different geologic formations, and because their geographical distances could be distinct to each other. Floristic similarities were analysed using Steinhaus index, while the environment similarities were analysed with the Euclidean distance analysis. Incidence of altitude, water temperature, pH, conductivity, substrate type, contents of SO4 and macronutrients (Ca, Na, K, Al, Fe, Pb) were examined by Principal

Components Analysis (PCA). Altogether 19 species were found (16 in El Ángel páramo and nine in the páramo of Podocarpus National Park), six species were shared by the two sampled areas. The species richness close to the bank was higher than in deeper zones (>1 m). Submerged rooted plants were the dominant life form (47%), followed by floating rooted (21%) and emergent rooted plants (21%). Only 11% were free floating plants. Substrate type and contents of SO4 were the main parameters, which explain better the variation in the floristic composition, while pH, altitude, and water temperature were less significant.

**Key words.** Ecuador, Flora of the páramos, Environmental factors, High Andean Lakes, Aquatic plants.

## INTRODUCCIÓN

De las lagunas de páramo proviene más del 90% del agua que utilizan las grandes ciudades en el Ecuador (Luteyn 1992). En tales ecosistemas, las plantas acuáticas contribuyen a mantener la calidad del agua en óptimas condiciones, inyectando oxígeno y reciclando nutrientes. Por lo tanto, es importante conocer las plantas acuáticas que existen en estos ambientes, cómo están distribuidas y cómo se relaciona su distribución con los factores ambientales. La riqueza y la distribución de plantas acuáticas, con relación a la composición química del agua y al tipo de sustrato, contribuyen al entendimiento del funcionamiento de estos ecosistemas. En el Ecuador no existen estudios al respecto. Los únicos dos estudios de plantas acuáticas han sido realizados en la costa ecuatoriana (Bravo 1983, Briones et al. 1997) y constituyen inventarios preliminares de este grupo de plantas.

Estudios efectuados en lagunas de zonas altas en México, Venezuela y Perú muestran que éstas son refugios de 66 especies de plantas acuáticas en el Parque Nacional Lagunas de Zampoala en México, y 55 especies en las zonas altas del Perú (Kahn et al. 1993, Velásquez 1994, Novelo & Bonilla 1995). Todas las plantas acuáticas tienen preferencias por ocupar espacios ricos en nutrientes, poco profundos e intensamente iluminados. La ubicación geográfica del Ecuador podría tener ventajas frente a los países de zonas templadas, donde los períodos de oscuridad son más largos y los cambios estacionales son drásticos, impidiendo el establecimiento de ciertas especies por períodos más largos.

El presente estudio confronta la composición florística con los factores ambientales en dos sistemas lacustres ubicados en formaciones geológicas distintas, y que por su distancia geográfica e influencia volcánica podrían ser diferentes entre sí. Existen diferencias significativas en la composición florística de los ecosistemas de tierra firme en las dos áreas de estudio (Sauer 1965, Acosta-Solís 1984, Jørgensen et al. 1995). Sin embargo, nunca se ha analizado si este patrón se mantiene en las plantas acuáticas.

## METODOLOGÍA

**Área de estudio.** Los dos sistemas lacustres se encuentran aproximadamente a 600 km de distancia. El páramo de El Ángel se caracteriza por la presencia de áreas extensas cubiertas por frailejón (*Espeletia pycnophylla* Cuatrec.). El género *Espeletia* abunda en los páramos de Colombia y Venezuela. En el Ecuador está restringido al norte del país y está representado por la especie ya mencionada (Luteyn 1992, Jørgensen & Ulloa 1994). En el páramo de El Ángel se hallan nueve lagunas permanentes dentro de la zona de reserva; las mismas que se dividen en dos sistemas

lacustres: las lagunas de El Voladero y las lagunas Verdes. Las lagunas de El Voladero se encuentran ubicadas a 87 km de la ciudad de El Ángel, en la carretera antigua El Ángel-Tulcán. Las lagunas Verdes se encuentran ubicadas al pie del Volcán Chiles, junto a la carretera Tulcán-Tufiño, también rodeadas de frailejones. El suelo predominante en el páramo de El Ángel proviene de cenizas volcánicas, franco arenosas y profundas, con una amplia retención de agua, un pH ácido y un alto contenido de materia orgánica (Coello 1994).

Las siete lagunas principales de El Compadre están dentro del Parque Nacional Podocarpus y forman parte de un sistema lacustre de más de 100 lagunas ubicadas en los páramos de la Cordillera Central (real) de los Andes, en el nudo de Sabanilla, asentadas en diferentes niveles de depresiones rocosas, vestigios de un antiguo paisaje glacial (Apolo 1984). El suelo es de tipo entisol, debido al gran desgaste que éste posee, lo cual evita la acumulación de una capa orgánica característica del páramo. En general dominan los suelos rocosos y arcillosos (Predesur 1977). La especie más abundante en los alrededores de las lagunas es Neurolepis asymmetrica L.G. Clark, cuya distribución está restringida a la provincia de Loja. El Ángel tiene una diferencia altitudinal promedio de 800 m hacia arriba con respecto a Podocarpus. Sin embargo, sus temperaturas y precipitaciones promedio son superiores además, sus sistemas lacustres son de menor extensión que los de Podocarpus (Tabla 1).

**Muestreo.** Para la recopilación de datos florísticos se utilizaron transectos en línea que permiten evaluar los cambios en la vegetación de acuerdo con una gradiente de profundidad (Matteucci & Colma 1982). Los transectos se trazaron sobre el espejo de agua, comenzando desde los 0 m hasta 1.6 m de profundidad en dirección al centro de las lagunas. A cada transecto se lo dividió en cuadrantes de vegetación de1 $m^2$ para estimar la cobertura y la frecuencia relativa de la vegetación, desde la orilla en dirección al centro de la laguna. La longitud de cada transecto se determinó por los límites de profundidad al que crece la vegetación sumergida. Se consideró únicamente la vegetación que se encuentra sobre o por debajo del espejo de agua.

Los transectos fueron ubicados en lugares donde las diferencias en la composición de especies y formas de vida eran evidentes. Se establecieron 23 transectos divididos en 147 cuadrantes. La cobertura y la frecuencia de las especies se estimó con la ayuda de un marco plástico de tubo PVC, provisto de una lámina transparente que permitía visualizar la cobertura vegetal hasta el fondo de la columna de agua, delimitando el área de muestreo. Se realizaron perfiles de vegetación de cada transecto para evaluar la estratificación de las especies, sus asociaciones y formas de vida con relación a la profundidad del agua (Novelo & Bonilla 1995). Dos muestras de cada especie fueron colectadas y depositadas en los herbarios (QCA) en Quito y (AAU) en Aarhus (Dinamarca).

**Tabla 1.** Ubicación y condiciones ambientales de las áreas de estudio.

| | **El Ángel** | **Podocarpus** |
|---|---|---|
| Coordenadas geográficas | 00º 40´N ; 77º 52´W | 04º 10´ S ; 79º 06´W |
| Especie dominante | *Espeletia pycnophylla* | *Neurolepis asymmetrica* |
| Altitud (m) | 3900 | 3100 |
| Temperatura ambiental promedio (ºC) | 9 – 11 | 8 – 10 |
| Precipitación anual promedio (mm) | 1500 | 1000 |
| Número de lagunas muestreadas | 9 | 7 |
| Rango de extensión de lagunas (ha) | 3–12 | 3–20 |

Se utilizó equipo electrónico para medir la conductividad eléctrica (Hanna Hi 8633 meter), la concentración de macronutrientes (Espectrofotómetro tipo AA – 600 y un Autoanalizador II) y el pH (Machery – Nagel 92110). La altitud se midió con un altímetro (Thommen Altimeter), la temperatura del agua con un termómetro de mercurio y el tipo de sustrato se determinó manualmente. Los parámetros mencionados se midieron una sola vez dentro de cada transecto con la finalidad de tener un punto de referencia sobre estas variables ambientales en cada laguna mustreada.

Análisis de los datos. Las similitudes florísticas y el efecto de las variables ambientales se examinaron mediante análisis multivariado. Se utilizó el índice de Steinhaus para analizar los patrones de cobertura y frecuencia de especies (Legendre & Vaudor 1991). El índice de Steinhaus se define como S = < (a1 y a2) x 2 / a1+ a2 + b + c, donde a1 y a2 son la cobertura o frecuencia relativas (%) de las dos especies compartidas; b = a la cobertura o frecuencia relativa (%) de las especies encontradas en el sitio b; y c = a la cobertura o frecuencia relativa (%) de las especies encontradas en el sitio c (Kent & Coker 1992).

Se utilizó el índice de distancia euclidiana para analizar las variables ambientales (Kent & Coker 1992). Este índice se define como D1 = c = v $a^2$ + $b^2$, donde c = número total de sitios. a = valores de las variables en el grupo 1. b = valores de las variables en el grupo 2. Adicionalmente se hizo una clasificación de agrupamientos, la cual agrupa muestras parecidas y las organiza jerárquicamente. Se utilizó el método de enlace completo (vecino más cercano) para evaluar las distancias entre todos los puntos de muestreo (Legendre & Vaudor 1991).

La incidencia del pH, la conductividad, la temperatura, la altitud, la concentración de sulfatos (SO4), los macronutrientes (Ca, Na, K, Al, Fe, Pb) y el tipo de suelo sobre la vegetación fue confrontada con un análisis de componentes principales (PCA).

Las plantas acuáticas fueron clasificadas en tres bioformas, de acuerdo con la adherencia al sustrato: plantas enraizadas sumergidas, enraizadas emergentes, enraizadas flotantes más una bioforma independiente del suelo que son las plantas libre-flotadoras (Tabla 2). Este sistema de clasificación ha sido ampliamente discutido por Luther (1951), quien se basa en las formas de adherencia al sustrato como criterio de clasificación . Se seleccionaron únicamente los dos transectos con mayor riqueza de especies para ilustrarlos en diagramas de perfil y conocer cuál es la distribución de las especies en relación a un gradiente de profundidad (Welch 1948).

## RESULTADOS

**Composición florística.** Se encontraron 13 familias, 15 géneros y 19 especies en las 16 lagunas estudiadas. La mayoría de las especies (14) correspondió a las Angiospermas (siete dicotiledóneas y siete monocotiledóneas), mientras que las especies restantes se identificaron unas como helechos, otras como musgos y finalmente otras como algas (Tabla 2). En El Ángel se encontraron siete especies más que en El Compadre, y solamente seis especies estuvieron compartidas entre las dos áreas de estudio. Las riqueza de monocotiledóneas fue mayor en El Ángel (7 especies) que en El Compadre (1 especie). Cerca de la mitad de las especies fueron enraizadas sumergidas (47%), las enraizadas flotantes, enraizadas emergentes y libre-flotantes fueron las menos diversas (Tabla 2). Los patrones de cobertura y frecuencia de las especies fueron similares en las dos zonas de estudio. El análisis de conglomerados de Steinhaus muestra dos grupos, cada uno conformado por lagunas ubicadas en ambos páramos (Figura 1).

**Tabla 2.** Distribución de las especies y bioformas de las plantas acuáticas registradas en dos sistemas lacustres de páramo: El Ángel (provincia del Carchi) y Podocarpus (provincia de Loja).

| **Especies** | **El Ángel** | **Podocarpus** | **Bioformas** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | ES | LF | EE | EF |
| *Sphagnum* sp.1 | • | • | | • | | |
| *Isoetes lechleri* Mett. | | • | • | | | |
| *Isoetes* sp. | • | • | • | | | |
| *Crassula venezuelensis* (Steyerm). M. Bywater & Wickens | • | • | • | | | |
| *Elatine ecuadoriensis* Molau | • | • | • | | | |
| *Potamogeton paramoanus* R.R.Haynes & Holm –Niels. | • | | • | | | |
| *Isolepis inundata* R. Br. | • | • | • | | | |
| *Lilaeopsis schaffneriana* (Schltdl.) J.M.Coult & Rose | • | • | • | | | |
| *Juncus stipulatus* Nees & Meyen | • | | • | | | |
| *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják | • | | | | • | |
| *Juncus echinocephalus* Balslev | • | | | | • | |
| *Juncus* sp. | • | | | | • | |
| *Eleocharis* sp. | • | | | | • | |
| *Gunnera magellanica* Lam. | • | | | | | • |
| *Sphagnum* sp.2 | | • | | • | | |
| *Callitriche heterophylla* Pursh | | • | | | | • |
| *Ranunculus limoselloides* Turez. | • | | | | | • |
| *Utricularia obtusa* L. | • | | | • | | |
| Clorophyta | • | | | • | | |

ES = Enraizada sumergida
LF = Libre flotante
EE = Enraizada emergente
EF = Enraizada flotante
• = Presencia

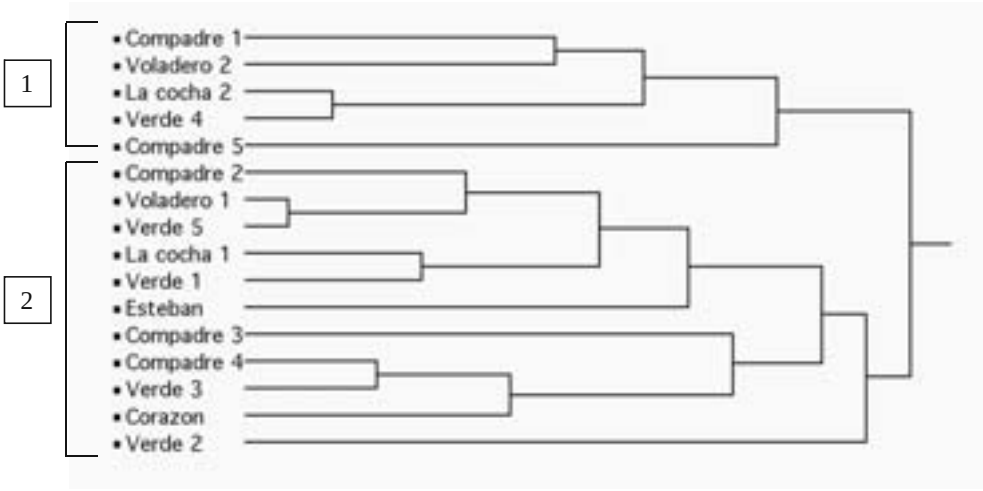


**Figura 1.** Clasificación de agrupamiento basada en los patrones de cobertura y frecuencia de especies en 16 lagunas ubicadas en los páramos de El Ángel y Podocarpus, separadas entre sí por aproximadamente 600 km. Las lagunas se dividen en dos grupos, pero ninguno representa lagunas de un solo páramo por lo que los dos están conformados por lagunas ubicadas indistintamente en ambos páramos.

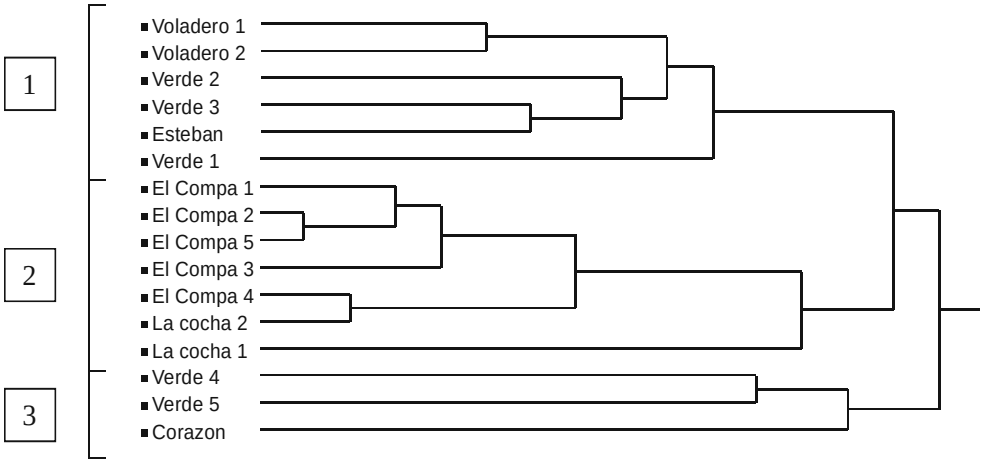


**Figura 2.** Clasificación de agrupamiento basada en distancias euclidianas de 16 lagunas andinas ubicadas en los páramos de El Ángel y Podocarpus. El dendrograma ilustra tres grupos de lagunas. Las lagunas del sur son muy diferentes a las del norte en sus características ambientales.

Factores ambientales. Las condiciones ambientales de los dos sistemas lacustres difieren entre sí, principalmente en la calidad del agua y el tipo de sustrato. En el páramo de El Ángel, los valores promedio de conductividad y concentración de azufre en el agua fueron mayores que en las lagunas de El Compadre, en Podocarpus (Tabla 3). El sustrato en las lagunas de El Compadre fue rocoso y pobre en nutrientes mientras, que en el páramo de El Ángel fue limoso y frecuentemente rico en materia orgánica (Tabla 3).

El análisis de conglomerados, a partir de una matriz de distancia euclidiana muestra la formación de tres grupos de lagunas separados entre sí por diferencias en las condiciones ambientales (Figura 2). Entre las variables ambientales que mostraron ejercer un mayor efecto sobre la composición florística fueron, los sustratos rocoso y orgánico, la conductividad y la concentración de SO4, de acuerdo con el Análisis de Componentes Principales (PCA). Por consiguiente estos factores explicaron mejor la variación de la composición florística en las dos zonas de estudio (Figura 3). Los perfiles de vegetación mostraron que la mayoría de especies crecen en aguas poco profundas. El transecto de la laguna Corazón en el páramo de El Ángel tuvo siete especies mientras que el de El Compadre 1, en el páramo del Podocarpus, tuvo seis especies. En ambos casos los musgos y los isoetes dominaron los estratos más profundos (Figura 4).

**Tabla 3.** Variables ambientales en las lagunas de El Ángel y Podocarpus.

| **Lagunas** | **pH** | **Temperatura (ºC)** | **SO4 (mg/l)** | **Conductividad (µS)** | **Tipo de sustrato** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | **orgánico** | **limoso** | **rocoso** |
| El Angel | | | | | | | |
| Voladero 1 | 5.5 | 12.8 | 2 | 11 | 0 | 0 | 0 |
| Voladero 2 | 5.5 | 15.2 | 2 | 9 | 0 | 0 | 0 |
| Verde 1 | 6 | 16.7 | 5 | 5 | 1 | 0 | 0 |
| Verde 2 | 5.5 | 13.4 | 3 | 31 | 1 | 0 | 0 |
| Verde 3 | 5.5 | 18.6 | 16 | 6 | 1 | 0 | 0 |
| Verde 4 | 5.5 | 19.3 | 2 | 9 | 1 | 1 | 0 |
| Verde 5 | 5.5 | 17.8 | 21 | 57 | 0 | 1 | 0 |
| Esteban | 5.5 | 16.3 | 3 | 9 | 1 | 0 | 0 |
| Corazón | 5 | 17.4 | 34 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| Podocarpus | | | | | | | |
| Compadre 1 | 5.5 | 10.2 | 3 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| Compadre 2 | 5.5 | 11.6 | 3 | 3 | 0 | 0 | 1 |
| Compadre 3 | 5.5 | 10.8 | 2 | 7 | 0 | 0 | 1 |
| Compadre 4 | 5.5 | 14.8 | 3 | 6 | 0 | 0 | 1 |
| Compadre 5 | 5.5 | 12.1 | 4 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| La Cocha 1 | 5.5 | 13.3 | - | 8 | 0 | 0 | 0 |
| La Cocha 2 | 5.5 | 13.9 | 1 | 3 | 0 | 0 | 1 |

- = Valor perdido

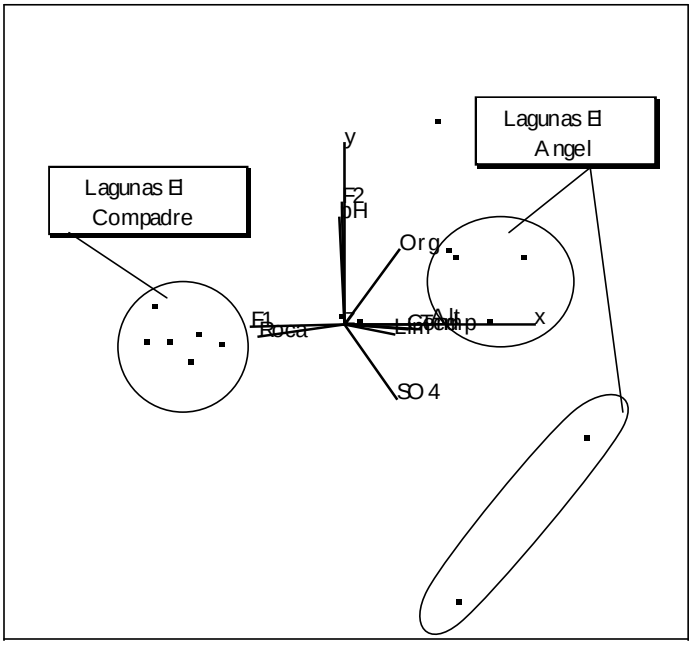


**Figura 3.** Factores físicos y químicos asociados con la distribución de las especies. La figura muestra que el azufre tiene mayor incidencia en el grupo de lagunas Verdes de El Ángel, mientras que el sustrato rocoso tiene mayor incidencia en las lagunas de El Compadre en el Podocarpus. La mayoría de lagunas de El Ángel tienen sustratos orgánicos.

## DISCUSIÓN

Los resultados muestran diferencias en la composición florística de los dos sistemas lacustres que únicamente comparten seis especies. Esto podría atribuirse en gran parte a las diferencias en la calidad del agua y el tipo de sustrato presentes en los sistemas lacustres del área de estudio, como consecuencia de la separación geográfica y el origen geológico de cada una. La densidad de especies en las lagunas del norte es mayor a las del sur, principalmente en el grupo de las monocotiledóneas. La vegetación emergente de las lagunas de El Voladero está dominada por monocotiledóneas. Uno de los motivos podría ser las frecuentes variaciones en los niveles de agua que sufren las lagunas durante las diferentes épocas del año. La inestabilidad de los hábitats permite que especies de monocotiledóneas, mejor adaptadas a estos tipos de ambientes, ocupen las zonas de fluctuación conviertiéndose en especies dominantes (Grant 1981).

En las lagunas de El Compadre, uno de los grupos sobresalientes es el de los Isoetes, que podrían actuar como indicadores de la pureza de sus aguas, ya que la mayoría de especies de este género sobreviven en ambientes pobres en nutrientes (Sand-Jensen & Søndergaard 1979) y son las únicas que pueden aprovechar cantidades limitadas de $CO_2$ directamente del sustrato (Wium-Andersen 1971). La ausencia de $CO_2$ disuelto en el agua dificulta el establecimiento y aprovechamiento de este recurso por otros grupos de plantas.

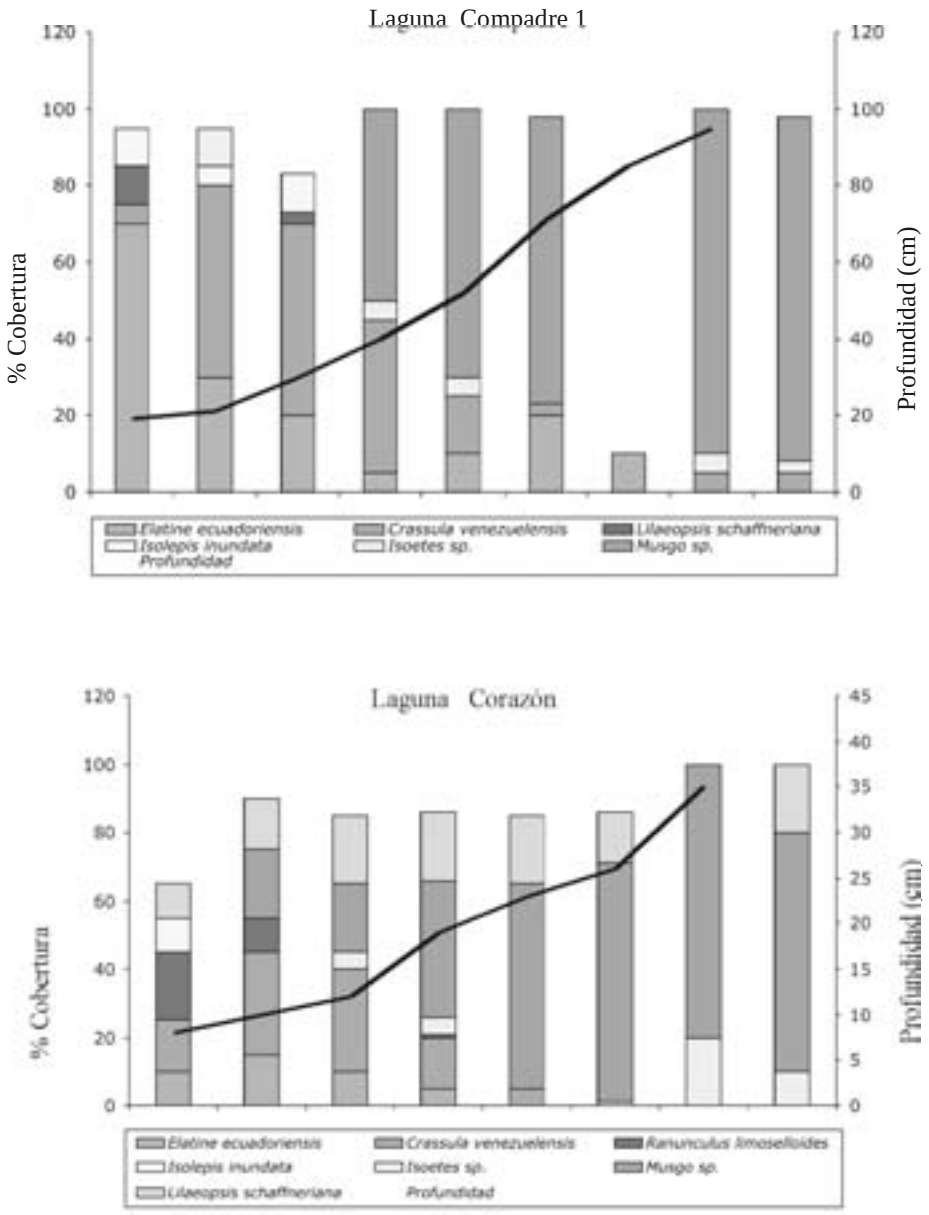


**Figura 4.** Perfiles de vegetación de dos lagunas, Corazón al norte y Compadre 1 al sur del país. Los perfiles muestran que la riqueza de especies disminuye con el incremento de profundidad y las zonas profundas están dominadas por especies como *Isoetes* sp. y Musgo sp.

La estructura de las comunidades de plantas acuáticas de las lagunas del páramo de El Ángel es similar a las de El Compadre. El análisis comparativo de la cobertura y frecuencia de especies no establece diferencias significativas entre las lagunas del norte y las del sur, por cuanto coinciden los respectivos patrones en las dos áreas de estudio. La predominancia de mecanismos de reproducción vegetativa (rizomas y estolones) en la mayoría de las especies, determina la saturación de los espacios disponibles, evita la competencia interespecífica y facilita la formación de extensos anillos de vegetación dominados en la mayoría de casos por una o dos especies. Este grado de sociabilidad puede ocurrir en algunas especies como Crassula venezuelensis (Steyerm.) M. Bywater & Wickens y Elatine ecuadoriensis Molau, las cuales muestran preferencia por el mismo recurso y condiciones de hábitat (Braun - Blanquet 1979).

Factores físicos. La textura y la disponibilidad de nutrientes en el sustrato influye en la distribución y la riqueza de las especies (Szmeja 1994). La ausencia de plantas enraizadas emergentes en las lagunas de El Compadre aparentemente se debe a que predomina un sustrato rocoso, el cual impide el establecimiento de especies con raíces rizomatosas (Tabla 2). La mayoría de plantas emergentes requieren sustratos suaves y ricos en materia orgánica para enraizarse y captar nutrientes (Rossi & Tur 1976). Por el contrario, la presencia de vegetación emergente [Schoenoplectus californicus (C.A. Mey.) Soják. y Juncus echinocephalus Balslev], en las lagunas de El Voladero, en el páramo de El Ángel, es un indicador de suelos ricos y suaves que se encuentran en intenso proceso de sedimentación y evaporación de agua, generado por el consumo hídrico de la vegetación emergente y por los cambios climáticos que alteran los regímenes de lluvias (Gaudet 1974). Las lagunas del páramo de El Ángel también son más ricas en especies que las de El Compadre, lo cual concuerda con el principio de que el tipo de sustrato tiene un efecto directo sobre la nutrición y la sucesión de las plantas acuáticas (Barko et al. 1991). Sustratos rocosos favorecen el crecimiento de musgos y algas, mientras que en sustratos orgánicos la vegetación está dominada por angiospermas.

Existen otros factores que son de menor importancia para la distribución de las especies, tales como la altitud y la temperatura del agua. Si bien, la altitud está estrechamente relacionada con la diversidad de especies (Jørgensen et al. 1995), sin embargo, tiene muy poca influencia en la diversidad de plantas acuáticas en rangos altitudinales comprendidos entre los 3100 y 3900 m. En las lagunas de El Ángel la riqueza de especies es mayor que en las lagunas de El Compadre en el páramo del Podocarpus, que se encuentran a menor altitud (Tabla 1). Esto demuestra que en este rango altitudinal la riqueza de especies no varía significativamente y que existen otros factores, como el tipo de suelo o la composición química del agua, que explicarían mejor la riqueza de especies en las lagunas andinas.

La temperatura del agua en las dos áreas de estudio cambia constantemente. Los rangos de variación fluctúan entre 10,2 y 18,6 ºC (Tabla 3), esto se debe a los drásticos y repentinos cambios ambientales que sufren los páramos andinos en tan sólo pocas horas. La temperatura no explica las diferencias en la composición florística de las lagunas estudiadas, a pesar de ser uno de los factores más importantes en los procesos metabólicos y reproductivos de las plantas acuáticas (Kirk 1983).

Otros elementos como la concentración de nutrientes y la cantidad de luz también favorecen el establecimiento de las especies. Existe la tendencia de las especies por ocupar aguas poco profundas debido a que la con-

centración de nutrientes y la cantidad de luz disponible en las orillas, favorece su crecimiento (Keddy 1984). Sin embargo, la limitada disponibilidad de nutrientes y luz en los estratos profundos son aprovechados por otras especies como los Isoetes y musgos adaptados a sobrevivir en estos ambientes (Sand-Jensen & Søndergaard 1997).

Factores químicos. La concentración de azufre y la conductividad son los factores químicos que explican mejor la variación en la distribución de las especies en las dos áreas de estudio. Las lagunas Verdes, ubicadas en las faldas del Volcán Chiles, tienen en promedio una concentración mayor de azufre que las lagunas de El Compadre en el páramo de Podocarpus, debido a la actividad volcánica del Chiles. En las lagunas de El Compadre la concentración promedio de azufre es diez veces menor, probablemente porque no están influenciadas por un volcán.

En las lagunas de El Compadre el promedio en los valores de conductividad es menor a las lagunas Verdes por la limitada concentración de nutrientes en el sustrato rocoso (Tabla 3). La conductividad refleja el metabolismo de un ecosistema acuático y proporciona información sobre la productividad primaria y la descomposición de la materia orgánica, así como también la naturaleza geoquímica del terreno (Roldán 1995). Los iones responsables de la conductividad eléctrica son los macronutrientes (Ca, Mg, Na, K, Al, Fe, Pb, SO4). Los valores de conductividad pueden incrementarse cuando las fuentes de agua tienen un origen volcánico como en el caso de las lagunas Verdes.

La mayoría de las lagunas estudiadas presentan niveles de acidez altos (pH < 6). Bajo estas condiciones, los musgos del género Sphagnum proliferan y llenan los espacios que podrían ocupar las plantas vasculares. Estos musgos atrapan cationes metálicos y fosfatos bajo condiciones ácidas, que inhiben su reciclaje y aceleran los procesos de empobrecimiento de los lagos (oligotroficación) (Roldán 1995).

En conclusión, las características ambientales son diferentes entre las zonas de estudio y tienen un efecto directo en la distribución de las especies y la composición florística de las lagunas. El tipo de suelo (rocoso y orgánico), y la química del agua (conductividad, azufre) son los factores que mejor explican la variación florística encontrada. En las lagunas de El Compadre la riqueza de especies es menor probablemente debido a la baja concentración de nutrientes en el sustrato rocoso.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al proyecto ENRECA (Enhancement of Research Capacity) de Dinamarca por financiar esta investigación, al igual que a todas las personas que colaboraron en su realización, en especial a Paul Ramsay, quien aportó con equipo de campo e importantes ideas para la realización del estudio. A Renato Valencia por sus valiosas observaciones en la redacción del texto y por su apoyo en la logística del trabajo de campo. A Jorge Celi por su valiosa colaboración en el trabajo de campo. A Santos Calderón, funcionario del Ministerio del Ambiente, quien puso a disposición las instalaciones del refugio en Cajanuma (Loja) y facilitó asistentes de campo conocedores del parque.

## LITERATURA CITADA

ACOSTA-SOLÍS, M. 1984. Los páramos andinos del Ecuador. Publicaciones Científicas MAS, Quito.

APOLO, W. 1984. Plan de Manejo del Parque Nacional Podocarpus, Provincia de Loja. Convenio MAG - DINAF - Dep. de Areas Naturales y Vida Silvestre, Loja.

BARKO, J., D. GUNNISON & S. CARPENTER. 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquatic Botany 41: 41–65.

BRAVO, E. 1983. Ecología y adaptación de algunas plantas acuáticas del Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales. Ed. Blume, Rosario, Madrid.

BRIONES, E., A. FLACHIER., J. GÓMEZ., D. TIRIRA., H. MEDINA., I. JARAMILLO & C. CHIRIBOGA. 1997. Inventario de humedales del Ecuador. Primera parte: humedales lénticos de las provincias de Esmeraldas y Manabí. EcoCiencia/INEFAN/ Convención de RAMSAR, Quito.

COELLO, F. 1994. Plan de Manejo de la Reserva Ecológica El Ángel, Provincia del Carchi. Convenio MBS - INEFAN – IICA, Carchi.

GAUDET, J. J. 1974. The normal role of vegetation in water. En: D. S. Mitchelled (ed.), Aquatic vegetation and its use and control: 24–37. Unesco, París.

GRANT, V. 1981. Plant speciation. 2nd ed. Columbia University Press. Nueva York.

HARTOG, C. & S. SEGAL. 1964. A new classification of the water plant communities. Acta Bot. Neerl. 13: 367–393.

JØRGENSEN, P. & C. ULLOA. 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador – a checklist. University of Aarhus, Denmark, AAU Reports Vol. 34.

JØRGENSEN, P., C. ULLOA, J. MADSEN & R. VALENCIA. 1995. A floristic analysis of the high Andes of Ecuador. En: S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest: 221–237 The New York Botanical Garden, Nueva York.

KAHN, F., B. LEÓN & K. YOUNG. 1993. Las plantas vasculares en las aguas continentales del Perú. IFEA, Lima.

KEDDY, P. 1984. Plant zonation on lakeshores in Nova Scotia: a test of the resource specialization hypothesis. J. Ecology 72: 797–808.

KENT, M. & P. COKER. 1992. Vegetation description and analysis. Belhaven Press, Londres.

KIRK, J. 1983. Light and photosyntesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.

LEGENDRE, P. & A. VAUDOR. 1991. The R-package: Clustering analysis. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montreal.

LUTEYN, J. 1992. A checklist of plant diversity, geographycal distribution, and botanical literature. Mem. New York Bot. Gard. 84: 1–278.

LUTHER, H. 1951. Verbreitung und okologie der hoheren wasserpflanzen in brakwasser der ekenas-gegend in Sudfinnland. Acta Bot. Fennica 49: 1–231; 50: 1–370.

MATTEUCCI, S. & A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. OEA, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Monografía 22, Washington.

NOVELO, A. & J. BONILLA. 1995. Manual de identificación de plantas acuáticas del Parque Nacional Lagunas de Zampoala, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

PREDESUR. 1977. Proyecto de desarrollo rural integral Zamora – Nangaritza. Quito.

ROLDÁN, G. 1995. Fundamentos de limnología neotropical. Ed. Universidad de Antioquia, Medellín.

ROSSI, J. & N. TUR. 1976. Autoecología de Scirpus californicus: desarrollo del rizoma. Bol. Soc. Argent. Bot. 12: 280–288.

SAND-JENSEN, K. & M. SØNDERGAARD. 1979. Distribution and quantitative development of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic lake Kalgaard, Denmark. Fresh Water Biology 9: 1–11.

SAND-JENSEN, K. & M. SØNDERGAARD.1997. Plants and environmental conditions in

Danish lobelia lakes. En: K. Sand -Jensen & O. Pedersen (eds.), Fresh Water Biology: 54-73. Priorities and Development in Danish Research, GAD, Copenage.

SAUER, W. 1965. Geología del Ecuador. Talleres gráficos del Ministerio de Educación, Quito.

SZMEJA, J. 1994. Dynamics of the abundance and spatial organization of Isoetid populations in an oligotrophic lake. Aquatic Botany 49: 19–32.

VELÁSQUEZ, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela, Caracas.

WELCH, P. 1948. Limnological methods. McGraw-Hill Book Co., Nueva York.

WIUM-ANDERSEN, S. 1971. Photosynthetic uptake of free CO2 by the roots of Lobelia dortmanna. Physiologia Plantarum 25: 245–248.

Recibido: 14/11/2001
Aceptado: 14/08/2002